Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	Н. 3/4	S. 337—354	Bonn, Oktober 1985

Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria)

von

Wolfgang Böhme, Rainer Hutterer & Werner Bings

Vorbemerkung

In der Herpetologie richtet sich das Hauptinteresse bioakustischer Forschung auf die Froschlurche, die dafür sicher auch die lohnendsten Studienobjekte sind. Weniger Aufmerksamkeit erfuhr bisher die Stimmfähigkeit und das Lautgebungsverhalten der Reptilien, obwohl eine Reihe von Vertretern dieser paraphyletischen Tierklasse ein beachtliches Stimmrepertoire besitzen. Neben Schildkröten und Krokodilen spielen hier die Echsen (Sauria) als Basisgruppe der Squamaten eine wichtige Rolle, vor allem in Gestalt der beiden obligat stimmfähigen Familien Gekkonidae und Pygopodidae. Zwar sind unter 667(+) Geckoarten (fide Dowling & Duellman 1978) nur 39(+) als stimmfähig in der einschlägigen Literatur genannt (vgl. Tab. 1), doch dürfte die Mehrheit der über 600 ungenannt bleibenden Arten ebenfalls stimmbegabt sein. Verschwindend gering ist dagegen die Zahl der Arten, die nach Werner (1969) erwiesenermaßen stumm sind. Er unterscheidet hier zwischen primär (z. B. Diplodactylus vittatus und Lucasium damaeum) und sekundär stummen Arten (Phelsuma spp., Gonatodes spp.), worauf wir in der Diskussion zurückkommen werden. Eine Übersicht der bisher als stimmfähig erkannten Echsenarten gibt Tabelle 1.

Zur Stimmfähigkeit der Kanareneidechsen: bisherige Angaben

Nachdem bereits Dugès (1829) die Stimme von *Psammodromus hispanicus* kannte, erwähnte Lehrs (1909) als erster Autor die "deutlich quiekende Stimmäußerung erregter" Kanareneidechsen (*Gallotia galloti*). Fejérváry (1914) vergleicht die Stimme von *G. stehlini* mit "einem langgezogenen, ziemlich tiefen Grunzen..., das aber einige Affinität mit der krächzenden Stimme mancher Vögel hat." Die Stimme von *G. galloti* ist nach ihm "ziemlich stark, so daß sie noch in ziemlicher Entfernung (Nebenzimmer) wahrgenommen werden kann; sie besitzt einen höheren und feineren Ton als jene der *L. simonyi* Steind. und kann auch viel öfter gehört werden. Die Stimme der *L. galloti* ähnelt einem weiten Krächzen von Krähen oder einem von der Gasse ins Zimmer tönenden Kinder-

weinen und könnte vielleicht noch treffender mit dem Weinen eines Neugeborenen verglichen werden..." Über G. atlantica schreibt er: "Eine Stimme konnte ich... bis jetzt nicht beobachten, höchstens sei soviel erwähnt, daß, wenn man die Tiere in der Händ hält und reizt, ein sehr leiser, etwa einem leisen Pfiff ähnelnder Ton vernehmbar ist." Cyrén (1936) erwähnt, daß Gallotia galloti und G. stehlini nicht nur beim Fangen, sondern auch danach in den Leinensäckchen bis in die Nacht schreien oder piepsen. Mertens (1946) schildert die Stimme von G. galloti als sehr lautes Piepsen, etwa wenn sich zwei Männchen begegnen, oder ein Tier in ein besetztes Schlupfloch eindringen will. Selbst kleinste Jungtiere sind schon zu dieser Lautäußerung befähigt, wie er sich beim Fang auf Teneriffa überzeugte. Tofohr (in Klingelhöffer 1957) nennt die Stimme von G. galloti ein "mäuseartiges Piepsen". Bischoff (1974) bemerkte bei der Zucht von G. stehlini: "Schon gleich nach dem Schlüpfen gaben die Kleinen bei Behelligung deutlich vernehmbar piepsende Laute von sich." Vogel (1976) ergänzt die genannten Beobachtungen mit eigenen an G. galloti. Danach wird die Stimme offensiv und defensiv als Signal bei intraspezifischen Begegnungen eingesetzt. Dieser Autor beobachtete auch interspezifischen Gebrauch der Stimme, z. B. beim Verfolgen anderer Echsenarten im Terrarium. Molina Borja (1981) bezweifelt die Angaben von Bischoff (1974) und Vogel (1976); nach seinen Beobachtungen werden die Laute "en toda probabilidad" nur von verfolgten, also defensiv gestimmten Tieren abgegeben. Ihre Funktion sei in der Beschwichtigung von Agressoren zu sehen.



Abb. 1: Drohendes Männchen von *Gallotia stehlini* während zweier Vokalisationsphasen. Ein hierzu gehörendes Sonagramm zeigt Abb. 7a. Terrarienaufnahmen.

Die Stimme der Lacertidae

Tabelle 1: Übersicht stimmfähiger Echsenarten, Aufgelistet sind Arten, über deren Stimmfähigkeit in einschlägigen Arbeiten berichtet wird; sie reklamiert. besonders bei den Geckos, keine Vollständigkeit. Neben der Quelle findet sich gegebenenfalls ein Kurzkommentar, der nähere Erläuterungen über die Art der bioakustischen Information bringt, z. B. Transkriptionen oder Sonagramme. Fehlen eines Kommentars bedeutet, daß im wesentlichen nur das Vorhandensein einer Stimme angegeben ist. Mit einem Asterisk (*) versehene Gattungs- und Artnamen wurden von uns aktualisiert und werden in der zitierten Ouelle in einer älteren, früher gängigen Form benutzt.

GEKKONIDAE Eublepharinae

Mertens 1946 Werner (Y.L.) 1969 Hemitheconyx spp..... Werner (Y.L.) 1969 Hemitheconyx taylori...... Taylor in Loveridge 1947

Diplodactylinae Nephrurus asper Mertens 1946: "hustenartiges Bellen"

Mertens 1946: "Tüt-tüt-tüt'

Gekkoninae

Alsophylax pipiens Šcerbak 1981a: "schleppendes, metallisches Pfeifen" Alsophylax laevis* Seufer 1979

Cnemaspis africanus Mertens 1946

Loveridge 1947: "sqeaks when captured" Cyrtopodion* caspius Scerbak 1981b: "metallisches Pfeifen"

Cyrtopodion* kotschyi...... Bedriaga 1882: scharfes "Tschiepen"

Werner (Y.L.) 1966: 20-30mal wiederholtes, schar-

fes "Tik" oder "Tschik" Kral 1966: "pfeifende Laute"

Frankenberg 1978: Duett zwischen Männchen und

Weibchen aus Klick-Lauten; Sonagramme

Scerbak 1981c: "schnell aufeinanderfolgendes 'pik ... pik ... pik'" Cyrtopodion* russowii

Frankenberg 1975: mit Oszillo- und Sonagrammen Cyrtopodion* scaber

Cosymbotus platyurus Mertens 1946 Gekko gecko

Mertens 1946, Paulsen 1967 Gekko smithii Mertens 1946

Hemidactylus frenatus Marcellini 1974 Hemidactylus mabouia

Loveridge 1947: "tchk, tchk" kurz vor der Paarung

Hemidactylus turcicus Werner (Y.L.) 1969

Frankenberg 1975: mit Oszillo- und Sonagrammen Loveridge 1947: "feeble, but prolonged squealing Homopholis wahlbergi sound when captured"

Lepidodactylus lugubris..... Schaunberg 1968

Lygodactylus grotei Loveridge 1947: "occasionally squeaks when captured"

Pachydactylus bibroni turneri Loveridge 1947: "shrill, whistling squeak"

Pachydactylus boulengeri Mertens 1946

Pachydactylus maculatus.... Loveridge 1947: "often squeaks" Mertens 1946 Phelsuma madagascariensis ... Phyllodactylus europaeus Mourgue 1913: fledermausähnlich

Klingelhöffer 1957: phonetische Transkription ("tsi,

tsi, tsi")

Ptenopus carpi Haacke 1969

Falk 1921, Fitzsimons 1935, Mertens 1946 Ptenopus garrulus

Haacke 1969: Sonagramme Ptenopus kochi Haacke 1969: Sonagramme

Ptyodactylus guttatus Frankenberg 1974, 1975: Oszillo- und Sonagramme

Tabelle 1 (Fortsetzung 1)

rabette i (Fortsetzung i)	
Ptyodactylus hasselquisti	Mertens 1946 Frankenberg 1974, 1975: Oszillo- und Sonagramme Werner (Y.L.) et. al. 1978: Angaben zum Repertoire
Ptyodactylus puiseuxi Tarentola annularis	Frankenberg 1974, 1975: Oszillo- und Sonagramme Loveridge 1947: Transkriptionsversuch ("kek, kek"), Angaben zum Repertoire Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme
Tarentola delalandii	Loveridge 1947: "squeaks loudly when provoked" Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme
Tarentola boettgeri hierrensis . Tarentola gigas	Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme Schleich 1984: "kräftig 'gackernde' Stimme" Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme Gruber 1971: Angaben über Repertoire und Variabilität Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme
PYGOPODIDAE	(
Delma "fraseri"	Sonneman 1974
Delma tincta	Weber & Werner 1977: Sonagramme
Lialis burtonis	Cogger 1967 Weber & Werner 1977: Sonagramme
Lialis jicari	Hediger 1934
AGAMIDAE	
Brachysaura minor*	Cockburn 1882
UROMASTYCIDAE*	
Uromastyx aegyptius	Mertens 1946: "gutturales Gackern"
CHAMAELEONIDAE Chamaeleo goetzei	Loveridge 1933: pfeifende Laute
IGUANIDAE	
Anolis biporcatus	Myers 1971
Anolis chlorocyanus Anolis chocorum	Mertens 1946, Myers 1971 Myers 1971
Anolis coelestinus	Mertens 1946
Anolis cybotes	Mertens 1946, Milton & Jenssen 1979
Anolis garmani	Milton & Jenssen 1979 Underwood & Williams 1959, Myers 1971; Milton &
Tinons granami	Jenssen 1979: Oszillo- und Sonagramme
Anolis hendersoni	Milton & Jenssen 1979
Anolis isolepis	Ruibal 1964 Ruibal 1964
Anolis occultus	Williams et al. 1965, Webster 1969
Anolis opalinus	Underwood & Williams 1959, Myers 1971, Milton & Jenssen 1979
Anolis ricordii	Mertens 1946
Anolis roquet	Myers 1971
Anolis valenciennei Anolis vermiculatus	Milton & Jenssen 1979 Ruibal 1964
Anolis vermiculalus	Walters 1953, Myers 1971
Callisaurus ventralis myurus	Mertens 1946
Crotaphytus collaris bicinctores Gambelia w. wislizenii	Smith 1974 Wever & al. 1966
SCINCIDAE	
Mabuya affinis*	Barbour & Loveridge 1930: quakende Töne Mertens 1946: bezweifelt Stimmfähigkeit
CORDYLIDAE	
Cordylus c. niger	Himstedt 1969

Tabelle 1 (Fortsetzung 2)

TEIIDAE Ameica chrysolaema Cnemidophorus gularis Crocodilurus lacertinus	Mertens 1946 Bowker 1980: Mit Sonagramm Mertens 1946
LACERTIDAE	
Gallotia* atlantica Gallotia* galloti	Fejérváry 1914: sehr leiser, pfiffähnlicher Ton Lehrs 1909: "deutlich quiekende Stimmäußerung" Fejérváry 1914: metaphorische Vergleiche (s. Text) Cyrén 1936: "schreien oder piepsen, sogar bei
	Nacht"
	Mertens 1946: "Piepsen und Quietschen", Situationsangabe
	Vogel 1976: Situationsangaben
	Molina Borja 1981: "Chillido o quejido", Situations-
	angaben
Gallotia* stehlini	Fejérváry 1914: "langgezogenes, ziemlich tiefes Grunzen"
	Bischoff 1974: Piepsen frischgeschlüpfter Jungtiere
Ichnotropis squamulosa	Mertens 1946
Lacerta agilis	Zang 1903 (seitdem im Schrifttum nicht wieder gemeldet!)
Lacerta vivipara	Mertens 1946, Falck 1953, Simms 1970
·	Dely & Böhme 1984: bezweifeln Stimmfähigkeit
Podarcis* sicula* coerulea	Eimer 1874
	Mertens 1946, Vogel 1976 bezweifeln die Angabe
Podarcis* taurica	Himstedt 1969
Psammodromus algirus	Mertens 1946, Böhme 1981: mit Sonagramm
Psammodromus blanci	Mertens 1946
Psammodromus hispanicus	Dugès 1829, Mertens 1946
ANGUIDAE	
Gerrhonotus caeruleus	Mertens 1946
Gerrhonotus sp	Wylie 1949
Ophisaurus* apodus*	Simons 1877
	Mertens 1946: "Brummen"
	Kattinger 1972
	Obst 1981: bezweifelt Stimmfähigkeit

Material und Methode

Tonaufnahmen wurden von 1977 bis 1981 mit folgenden Arten und Unterarten durchgeführt: Psammodromus algirus, P. hispanicus, Gallotia atlantica, G. g. galloti, G. g. eisentrauti, G. g. ssp. (Anaga), G. g. gomerae, G. g. palmae, G. g. caesaris und G. stehlini. Die Tiere waren überwiegend Wildfänge, zum Teil eingewöhnte Gefangenschaftstiere. Für die meisten Tonaufnahmen wurden die Eidechsen in die Hand genommen oder in ihrem Terrarium gestört, worauf sie häufig mit Drohen und Lautäußerungen reagierten. Einige Aufnahmen in Terrarien und einer Freianlage gelangen bei natürlichen intraspezifischen Interaktionen. Als Aufnahmegerät diente ein Uher Report 4200 mit Mikrophon Sennheiser MD 441. Spektrographische Analysen wurden mit einem Kay Analyzer durchgeführt. Insgesamt wurden 130 Laute von 20 Eidechsen sonagraphiert. Verhaltensbeobachtungen wurden in Terrarien und in einer großen Freianlage (verglaster Wintergarten) durchgeführt. Einige Gelegenheitsbeobachtungen konnten auch auf den Kanarischen Inseln gemacht werden.

Ergebnisse

Beobachtungen zum Verhalten

Fast alle von uns getesteten *Gallotia* und *Psammodromus* ließen sich durch einfache Reizung (In die Hand nehmen; Bewegung einer Hand vor dem Kopf der Eidechse) zu Lautäußerungen bewegen, die von vogelähnlichen Pieptönen bis zu heiserem Gebrüll reichten. Besonders adulte Exemplare von *Gallotia stehlini* (Abb. 1) äußerten in diesen Situationen furchterregende Laute (Abb. 6, 7). Dabei wird das Maul für hohe Töne wenig, für tiefes Grollen weit geöffnet.

Im Wintergarten und in großen Terrarien sind die Kanareneidechsen territorial. Tiere, die ein fremdes Territorium durchqueren, werden verfolgt. Bei einer solchen Gelegenheit beobachteten wir, daß der Verfolger anhaltende Schreie äußerte, wie sie z. B. in Abb. 4f für *Gallotia galloti* wiedergegeben sind.

In einem größeren Terrarium hatten wir verschieden große Schlupfwinkel für unterschiedlich große Exemplare von *G. galloti* eingebaut. Patroullierte das große dominante Männchen an den Schlupfwinkeln der kleineren inferioren Tiere vorbei oder versuchte gar, einzudringen, so vokalisierten die unterlegenen Tiere laut und erregt, worauf das dominante Tier abdrehte. Die inferioren Eidechsen hatten also ihre Schlupfwinkel erfolgreich durch die Stimme verteidigt.

Erstaunlich ist, daß die Stimme der Kanareneidechsen im Freiland tagsüber kaum gehört wird; selbst gute Kenner der Gattung haben ihre Stimme noch nie gehört. Dies mag daran liegen, daß die Tiere vorwiegend in der Dunkelheit vokalisieren, worauf die folgende Freilandbeobachtung hinweist. Im Mai und Juni 1981 sammelte einer von uns (R. H.) Kleinsäuger auf den Kanarischen Inseln, wobei nächtliches Fallenstellen und Kampieren unter freiem Himmel notwendig waren. Beim Kampieren am Rande einer Banenplantage bei Charco Verde und im Barranco del Agua, beides auf La Palma, hörte er zahlreiche Schreie von *Gallotia galloti palmae* von Beginn der Dämmerung bis etwa Mitternacht. Die hohe Lautaktivität fiel zeitlich mit dem Aufsuchen von Verstecken zusammen, was durch Rascheln und Schleifbewegungen der Eidechsen hörbar war. An beiden Orten war die Individuendichte sehr hoch.

Unter den Temperatur- und Substratbedingungen des Wintergartens (in Bonn) wurde nach dem Abschalten der Wärmestrahler keine wesentliche Aktivität mehr bemerkt, auch keine akustische.

Aufbau der Laute

Die Laute von *Psammodromus* und *Gallotia* weisen keine grundsätzlichen Verschiedenheiten auf und können deshalb zusammen erörtert werden. Das Lautrepertoire der untersuchten Arten läßt sich auf wenige Grundbausteine zurückführen, die in vielfältiger Weise miteinander kombiniert werden können.

Klicks können einzeln oder in Gruppen (vgl. Abb. 4a) auftreten, in langer Reihe hintereinander ergeben sie knarrende Laute (Abb. 6a). Leise Klicks treten auch als Nebenerscheinung beim Öffnen und Schließen des Maules auf. Geräusch haftes Fauchen (Abb. 6b) tritt in reiner Form eher selten, oft aber als Bestandteil von Mischlauten auf.

Tonale Laute treten in verschiedenen Varianten auf. Neben kurzen, reinen Pieptönen (Abb. 3) gibt es langgezogenen Frequenzbänder ohne und mit Obertönen (Abb. 4). Diese können stark moduliert sein (Abb. 5).

Aus diesen Grundbausteinen lassen sich verschiedene Mischlaute zusammenstellen. Eine einfache Gesetzmäßigkeit ist dabei nicht festzustellen. Generell scheint es so zu sein, daß die Tonhöhe und die Lautdauer bzw. die Dauer einer Sequenz mit dem Grad der Erregung gekoppelt ist. Außerdem ist die Körpergröße zu berücksichtigen; in der Regel rufen kleine Eidechsen höher und große tiefer. Die Körpertemperatur, eine weitere Variable, wurde bei unseren Aufnahmen nicht registriert.

Zwischen den untersuchten Arten lassen sich gewisse Unterschiede feststellen, die im folgenden erläutert werden.

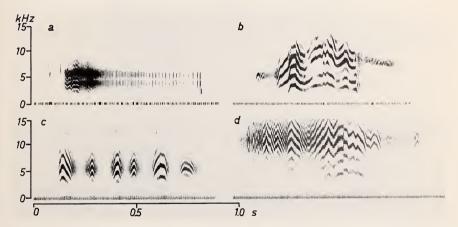


Abb. 2: Lautäußerungen von *Psammodromus algirus* (a, b) und *Psammodromus hispanicus* (c, d) im Sonagramm. a = geräuschhafter Knarrlaut; b—d = tonhafte Schreie.

Psammodromus algirus (Abb. 2a, b)

Die Quieklaute sind recht stereotyp, sie bestehen aus bis zu 7 stark modulierten Frequenzbändern. Am Anfang und am Ende der Laute können geräuschhafte Teile angefügt sein. Zuweilen enden sie auch mit einem kurzen Klick (Abb. 2a), der bisher nur bei *algirus*, nicht bei *hispanicus*, gefunden wurde. Die analysierten Laute liegen im Frequenzbereich von 2—16 kHz, ihre Dauer beträgt 220—750 ms.

Psammodromus hispanicus (Abb. 2c, d)

Die Laute sind denen der vorigen Art sehr ähnlich, die Zahl der Obertöne ist mit bis zu 10 etwas höher. Frequenzbereich: 1.5–16 kHz, Dauer: 700–900 ms.

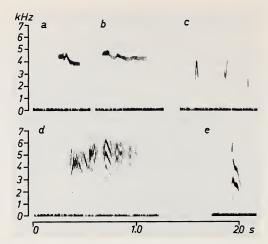


Abb. 3: Sonagramme von Lautäußerungen der *Gallotia atlantica* von Fuerteventura (a, b, c, d) und Lanzarote (e).

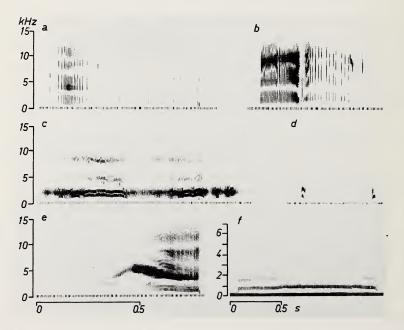


Abb. 4: Sonagramme von Lautäußerungen der Gallotia galloti caesaris (a, b, c, d), G. galloti subsp. (Anagafelsen) (e) und G. galloti galloti (f).

Die Stimme der Lacertidae

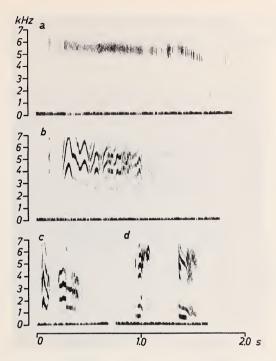


Abb. 5: Sonagramme von Lautäußerungen der Gallotia galloti gomerae (a, b, c) und G. galloti palmae (d).

Gallotia atlantica (Abb. 3)

Diese Eidechse ist so wenig stimmfreudig, daß wir sie anfangs für stumm hielten (vgl. Fejérváry 1914). Im Laufe der Zeit gelangen uns aber einige Aufnahmen, und auch bei Terrarientieren wurden einmal spontan geäußerte Pieplaute gehört. Zwischen den Lauten der Echsen von Lanzarote und Fuerteventura konnten bisher keine Unterschiede festgestellt werden. Die meisten der registrierten Laute sind kurze, tonale Pfeif- oder Pieplaute, die selten Obertöne aufweisen (Abb. 3d), wie es bei *G. galloti* die Regel ist. Der Frequenzbereich beträgt 1—7 kHz, die Lautdauer 100—800 ms.

Gallotia galloti ssp. (Abb. 4-5)

Nach unseren Beobachtungen die stimmfreudigste Art der Gattung. Zwischen den untersuchten Inselformen (Tenerife, Anaga-Felsen, Palma, Gomera, Hierro) bestehen keine grundlegenden Unterschiede in der Struktur der Laute. Typisch sind tonhafte Schreie mit zahlreichen Obertönen. Im intraspezifischen Kontakt (Abb. 4f) geben die Eidechsen sehr reine, langgezogene Töne ab, die tatsächlich wie das von Fejérváry (1914) bemerkte "Weinen eines Neugeborenen" klingen.

Die bei Behelligung durch den Menschen abgegebenen Laute haben stärkere Geräuschanteile und klingen mehr knarrend oder quietschend. Der festgestellte Frequenzbereich beträgt 0.5–13 kHz, die Lautdauer 20–1800 ms.

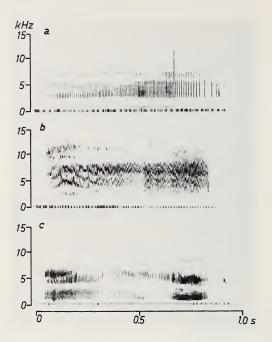


Abb. 6: Sonagramme von Lautäußerungen der *Gallotia stehlini*. a = reiner Knarrlaut (0, 160 mm KRL), b = geräuschhafter Laut mit tonalen Anteilen (0, 75 mm KRL), c = Mischlaut aus a und b (0, 85 mm KRL).

Gallotia stehlini (Abb. 6-7)

Die größte rezente Art der Gattung verfügt über die lauteste und tiefste Stimme. Das Grundmuster besteht aus Knarrlauten, wie sie am reinsten in Abb. 6a wiedergegeben sind. Diese Knarrlaute können von vokalen Anteilen überlagert sein (Abb. 6b, c), deren Banden moduliert sein können wie in Abb. 7b. Die Art und Weise der Modulation scheint dabei von den Phasen des Ein- und Ausatmens bestimmt zu sein. Tonhafte Laute sind bei *Gallotia stehlini* eher selten und wurden überwiegend bei kleineren Individuen beobachtet. Die Regel sind Knarrund Geräuschlaute. Wie Abb. 6c zeigt, schließen die Laute gelegentlich auch mit einem kurzen Piepton ab. Der beobachtete Frequenzbereich aller Laute beträgt 0—12 kHz, die Lautdauer 250—900 ms. Dabei ist für das menschliche Ohr leicht zu hören, daß große Tiere in der Regel eine tiefere Stimme (Abb. 7a) haben als kleine (Abb. 7e). Diese Beziehung ist aber metrisch schwer zu fas-

sen, da andere Variable ebenso den Lautaufbau beeinflussen und die intensivsten Frequenzanteile infolge der sehr variablen und geräuschhaften Struktur der Laute nicht immer eindeutig zu bestimmen sind.

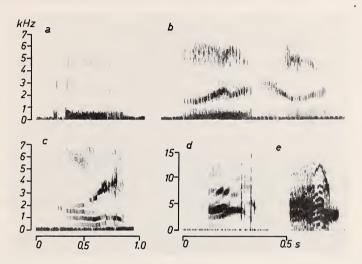


Abb. 7: Sonagramme von Lautäußerungen der *Gallotia stehlini*. $a = Tiefer Knarrlaut (\sigma, 240 mm KRL), b = Knarrlaut mit modulierten tonalen Anteilen (wie vor.), <math>c = Schrei mit mehreren Obertönen (\sigma, 160 mm KRL), d = Mischlaut (<math>\sigma$, 160 mm KRL), $e = Mischlaut (\circ, 75 mm KRL)$.

Diskussion

Zur Funktion der Laute

Um die Funktion der Lautgebung bei den Lacertiden, speziell bei *Gallotia*, verstehen zu können, muß zunächst nach dem Adressaten gefragt werden. Für eine interspezifische Kommunikation muß eine Koexistenz der Eidechsen mit entsprechenden Prädatoren vorausgesetzt werden. Das trifft zwar für die *Psammodromus*-Arten zu, die weite Festlandsareale bewohnen, nicht aber für die Inselendemiten der Gattung *Gallotia*. Als Prädatoren spielen hier nur einige Vögel, vor allem *Falco tinnunculus* und *Corvus corax*, eine Rolle, die aber die Kanarischen Inseln viel zu spät besiedelt haben (sie sind noch artgleich mit ihren außerkanarischen Stammformen), als daß sie einen Selektionsfaktor zur Evolution der markanten Stimme des endemischen Genus *Gallotia* hätten darstellen können. Wahrscheinlicher ist es daher, der Stimme der Lacertiden eine intraspezifische kommunikative Funktion beizumessen, und zwar eine abwehrende,

also aposematische Funktion. Mit Mertens (1946) unterscheiden wir hier proaposematische, an Artfremde gerichtete Warnlaute und antaposematische, an Artgenossen gerichtete Drohlaute.

Wie unsere Verhaltensbeobachtungen gezeigt haben, wird der antaposematische Drohlaut von Gallotia territorial eingesetzt. Dabei können, im Gegensatz zur Ansicht Molina Borjas (1981), sowohl dominante als auch inferiore Tiere vokalisieren. Terrarienbeobachtungen ergaben, daß inferiore Tiere an ihren Schlupfwinkeln vorbeiziehende dominante Tiere erfolgreich vertreiben können. Umgekehrt beobachteten wir, daß dominante Tiere auch außerhalb ihrer Schlupfwinkel während des Vertreibens von Reviereindringlingen vokalisieren. Von den untersuchten Arten der Gattung Gallotia ist G. atlantica deutlich weniger stimmfreudig als G. galloti oder G. stehlini. Die von uns gehörten Laute wurden fast alle provoziert, nur einmal war ein spontan geäußerter Laut bei einer Interaktion im Terrarium zu hören, wobei die Situation (inferiores oder dominantes Tier) nicht beobachtet wurde. Leider liegen für diese Art, wie auch für G. stehlini, keine Freilandbeobachtungen vor, die Aufschluß über eine eventuell abends und nachts gesteigerte Rufaktivität, wie für G. g. palmae beschrieben, geben könnten.

Für Psammodromus algirus ist Vokalisation auch bei Revierkämpfen und Paarungen beobachtet worden. Von P. hispanicus sind nur Warnlaute bekannt, über P. blanci, Ichnotropis und weitere in Tab. 1 aufgelistete Lacertiden existieren keine detaillierten Angaben (vgl. Böhme 1981, Salvador 1981).

Nun ist bei den Lacertiden generell die Färbung das Hauptsignal zur innerartlichen Kommunikation, und gerade die Kanareneidechsen zeichnen sich durch eine markant abgesetzte Signalfärbung, vor allem bei adulten Männchen, aus. Selbst die relativ unauffällig gefärbte *G. stehlini* besitzt mit ihrer orangefarbenen Wangenpartie ein starkes optisches Signal, das sogar durch ähnlich gefärbte nicht verwandte Echsen wie z. B. *Gerrhosaurus major* (eigene Beobachtungen) ausgelöst werden kann. Zu dieser Hauptrolle der optischen Signale paßt der bereits genannte Befund, daß die Stimme der Eidechsen im Freiland kaum gehört wird.

Erst nach Sonnenuntergang, wenn Farbsignale ihre Bedeutung verlieren, kommt offenbar der akustischen Kommunikation eine wesentliche Rolle zu, da die Temperaturen des subtropischen Archipels hoch genug sind, um den Eidechsen auch nach Einbruch der Dunkelheit noch die notwendigen Aktivitätstemperaturen zu gewährleisten. Hierzu trägt sicher auch das dunkle, hitzespeichernde Lavagestein bei. Diese Beziehung zwischen Stimmfähigkeit und Vokalisation auf der einen und nächtlicher Aktivität auf der anderen Seite deckt sich mit dem Befund, daß die Mehrzahl der Arten der obligat stimmfähigen und vokalisierenden Familien Gekkonidae und Pygopodidae nachtaktiv ist. Wie bereits Werner (1969) andeutet, stimmt diese Beziehung auch innerhalb der Gekkonidae. Seine Versuche zum Hörvermögen zeigten, daß die tonempfindlichsten Geckos "all... are nocturnal and mostly vocalize. Diurnal geckos, however, are insensitive

to sound; they are mute and brightly colored, and presumably have visual intraspecific communication. Some nocturnal primitive geckos (members of the Diplodactylinae) are likewise insensitive and mute." Diese bislang offenbar einzige Aussage zur Beziehung zwischen Vokalisation und Nachtaktivität bei Reptilien kann zwar präzisiert werden (auch bunte, tagaktive Geckos wie Phelsuma oder Lygodactylus sind nicht völlig stumm, und weit mehr Diplodactylinae als im Schrifttum erwähnt sind stimmfähig; Henkel mdl., und Tab. 1), behält aber wohl doch eine allgemeine Gültigkeit, die wir hier über die Geckos hinaus auch für die Lacertidae anwenden. Bei den Iguaniden, der Familie mit der zweithöchsten Anzahl vokalisierender Arten, ist ein ähnlicher Zusammenhang schwer zu erkennen. Der Vergleich der Anolis-Arten zeigt zwar, daß die kehlwammenlosen kubanischen Wasseranolis (A. vermiculatus, A. lucius), denen also das auffällige Farbsignal des spezifisch gefärbten, vorstülpbaren Kehlsackes fehlt, und die oft in dämmrigen Habitaten wie Höhleneingängen leben, eine Stimme haben. Doch trifft das auch auf andere, bunt gefärbte Arten zu. Mit Anolis grahami ist allerdings erst eine einzige Art hinreichend auf ihre Stimme hin untersucht worden (Milton & Jenssen 1979).

Zur systematischen Wertigkeit der Stimme

Die 17 von mehr als 200 Anolis-Arten, bei denen man bislang eine Stimme wahrgenommen hat (vgl. Tab. 1), verteilen sich offenbar wahllos auf die Alpha- und Beta-Gruppe sowie auf die einzelnen Artengruppen innerhalb der Gattung (Etheridge 1960, Milton & Jenssen 1979). Da die anatomische Basis der Stimmerzeugung, die in der Verdickung der Arytänoidknorpel gesehen wird (Vogel 1976), sehr einfach ist, kann man mit großer Wahrscheinlichkeit eine mehrfach unabhängige Entstehung der Stimme annehmen, wie das auch von Milton & Jenssen (1979) innerhalb der Gattung Anolis postuliert wird (vgl. auch Gans & Maderson 1973).

Kann also die in der Gattung *Gallotia* obligate Stimmfähigkeit ein zusätzliches Gattungskriterium im Sinne einer Synapomorphie darstellen? Der outgroup-Vergleich zeigt zunächst, daß es mit *Psammodromus* eine weitere obligat stimmfähige Gattung gibt, deren Laute (Abb. 2) eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit *Gallotia* aufweisen. Dies ist wohl eine Folge des einfachen Lauterzeugungsmechanismus. Einige Arten der Großgattungen *Podarcis* und *Lacerta* müssen hier ebenfalls genannt werden, desgleichen *Ichnotropis* aus Südafrika. Man kann die Stimme von *Gallotia* also auch als konvergente Autapomorphie deuten, wenngleich die Interpretation als Synapomorphie doch näher läge. Alle von Arnold (1973) benutzten Kriterien zur Abgrenzung einer Gattung *Gallotia* sind plesiomorph, ebenso das von Böhme & Bischoff (1976) hinzugefügte ethologische Merkmal des Paarungsbisses, so daß nur der kürzlich beschriebene Karyotyp der Kanareneidechsen mit 2n = 40 (Cano et al. 1984) die erste und einzige Synapomorphie der Gruppe darstellt. Den Entdeckern ist zu widersprechen, wenn sie diesen Karyotyp als primitiv deuten, ihn aber gleichzeitig als Kri-

terium für eine eigene Familie Gallotiidae heranziehen. Sie begeben sich damit des bisher einzigen Monophyliebeleges für die Kanareidechsen, der nur noch durch ihre Stimmfähigkeit ergänzbar wäre.

Danksagung. Herrn Prof. Dr. J. Parzefall danken wir für die Beschaffung von Ostkanareneidechsen, Herrn Dr. J.-L. Perret für die Überlassung von Tonaufnahmen. Herr Prof. Dr. G. Heike und Herr Dr. D. Stock ermöglichten die Arbeiten am Sonagraphen. Herrn W. Bischoff danken wir für die Assistenz bei den Aufnahmen.

Summary

Vocalizations of the Iberian lacertids Psammodromus algirus and *P. hispanicus* as well as of the Canarian endemics *Gallotia atlantica*, *G. galloti galloti*, *g. eistentrauti*, *g. caesaris*, *g. gomerae*, *g. palmae* and *G. stehlini* were analyzed sonagraphically. The structure of the calls resembles those known from the families Pygopodidae (*Lialis*, *Delma*) and Iguanidae (*Anolis*) rather than those of Gekkonidae. The vocal repertoire of the lacertids is rather simple; it consists of clicks and various combinations of tonal and noisy components. Duration and frequency range of the sounds are variable; at least frequency range seems to vary with individual size, body temperature and the level of excitement.

Most lizards vocalized when handled, but vocalization was also heard in free-ranging animals kept in cages and observed in the field. Sounds are uttered by inferior individuals defending a hide but also by dominant animals pursuing a rival. Field observations indicate that vocal activity is most intensive after sunset and may last until midnight.

It is argued that vocalization in the highly territorial lizards of genus *Gallotia* may help to regulate the high population densities, especially in the dark when optical signals do not work. The subtropical climate and the heat-gathering lava of the Canary islands make a nocturnal activity possible.

The systematic significance of vocalization in *Gallotia* is discussed. Vocalization may be a synapomorphic character defining the genus *Gallotia*, but it is also present in *Psammodromus* and has been mentioned for *Podarcis*, *Lacerta* and *Ichnotropis*. From this, a multiple parallel evolution can also not be excluded. Therefore, the common derived karyotype of the *Gallotia* species is the only established synapomorphic character justifying a separate generic but not at all familial rank for the Canary lizards.

Resumen

Fueron analisadas sonagráficamente las vocalizaciones de lacértidos ibéricos *Psammodromus algirus* y *P. hispanicus* como también *Gallotia atlantica*, *G. galloti galloti*, *G. g. eisentrauti*, *G. g. caesaris*, *G. g. gomerae*, *G. g. palmae* y *G. stehlini* endémicos de las islas canarias. Las estructuras de los gritos son más bien semejantes a las conocidas de las familias Pygopodidae (*Lialis*, *Delma*) e Iguanidae (*Anolis*), y no así a las de los Gekkonidae. El repertorio vocal de los lacértidos es muy simple; Consta de chasquidos y diversas combinaciones de sonidos y ruidos. La duración y la frecuencia son variables; al menos la frecuencia varía con el tamaño individual, temperatura corporal y grado de exitación. — La mayor parte de las vocalizaciones se obtuvieron durante el manejo, pero también se escucharon en animales que se movían libremente dento de terrarios o incluso en el terreno. Los sonidos son emitidos tanto por animales no dominantes que

defienden sus refugios, como también por dominantes que persiguen a un rival. Las observaciones en terreno demuestran que la actividad acústica es mayor despues de la puesta del sol, pudiendo durar hasta la medianoche. — Se postula que las vocalizaciones en el género Gallotia, que es altamente territorial, contribuye a la función de regular las altas densidades poblacionales especialmente en la oscuridad, donde las señales ópticas ya no funcionan. El clima subtropical y la capacidad calórica de la lava hace posible la actividad nocturna de los lagartos canarios. — Se discute el significado sistemático de las vocalizaciones en el género Gallotia. La vocalización puede ser un razgo sinapomórfico del género Gallotia; pero como también existe en Psammodromus, habiendo sido indicado también para Podarcis, Lacerta e Ichnotropis, puede haber surgido por procesos de evolución paralela. El hecho de que las especies de Gallotia poseen un cariotipo común derivado, es la única característica sinapomórfica que tienen conjunto, lo que justifica separar los lagartos canarios a nivel genérico pero no a nivel de Familia.

Literatur

- Arnold, E.N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus*. Bull. Brit. Mus. nat. Hist. London (Zool.) 25 (8): 291—366.
- Barbour, T. & A. Loveridge (1930): Reptiles and amphibians from Liberia. In: Strong, R. (ed.): Report Harvard-African exped. Liberia, Cambridge/Mass (MCZ), pp. 769-786.
- Bedriaga, J. v. (1882): Die Amphibien und Reptilien Griechenlands. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 56: 278-344.
- Bischoff, W. (1974): Beobachtungen bei der Pflege von *Lacerta simony stehlini* (Sauria: Lacertidae). Salamandra 10 (3/4): 93—103.
- Böhme, W. (1981): *Psammodromus algirus* (Linnaeus, 1758) Algerischer Sandläufer. In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 479—491.
- & W. Bischoff (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal.
 — Salamandra 12 (3): 109-119.
- Bowker, R.G. (1980): Sound production in *Cnemidophorus gularis*. J. Herpetol. 14 (2): 187—188.
- Cano, J., Baez, M., Lopez-Jurado, L.F. & G. Ortega (1984): Karyotype and chromosome structure in the lizard, *Gallotia galloti* in the Canary Islands. J. Herpetol. 18 (3): 344-346.
- Cockburn, J. (1882): On the habits of a little known lizard, *Brachysaura ornata*. J. Asiat. Soc. Bengal 51 (2): 50—54.
- Cogger, H. (1967): Australian reptiles in colour. Honolulu (East-West-Center Press).
 Cyrén, O. (1936): Zur Kenntnis der Lacertiden der Iberischen Halbinsel und Makaronesiens. Göteborgs Kungl. Vet. Vitt.-Samh. Handl. (5B) 4 (1): 1-64.
- Dely, O.G. & W. Böhme (1984): *Lacerta vivipara* Jacquin, 1787 Waldeidechse. In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Aula) 2/I; 362—393.
- Dowling, H.G. & W.E. Duellman (1978): Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. HISS-Publ. New York.
- Dugès, A (1829): Mémoire sur les espéces indigènes du genre *Lacerta*. Ann. Sci. nat. 16: 337-389.
- Eimer, T. (1874): Zoologische Studien auf Capri II. *Lacerta muralis coerulea*. Ein Beitrag zur Darwin'schen Lehre. Leipzig.

352

- Etheridge, R. (1960): The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): an interpretation based on skeletal morphology. Univ. Microfilm inc., Ann Arbor, 236 pp.
- Falck, J.W. (1953): Sounds emitted by the common lizard (*Lacerta vivipara*). Brit. J. Herpetol. 18: 150.
- Falk, K. (1921): Südwestafrikanische Reptilien und ihre Heimat. Wochenschr. Aquar. Terrarienk. 18: 6-8, 21-23, 58-59, 114-115, 125-127, 176-178, 231-232, 248-250, 286-288, 304-307.
- Fejérváry, G.J. von (1914): Über kanarische Lacerten. Verh. zool.-bot. Ges., Wien 64 (1/2): 320-333.
- Fitzsimons, V. (1935): Scientific results of the Vernay-Lang Kalahari expedition, March to September 1930. Reptilia and Amphibia. Ann. Transvaal Mus. 16: 295—397.
- Frankenberg, E. (1974): Vocalization of males of three geographical forms of *Ptyodactylus* from Israel (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). J. Herpetol. 8 (1): 59—70.
- (1975): Distress calls of geckonid lizards from Israel and Sinai. Israel J. Zool. 24: 43-53.
- (1978): Calls of male and female tree geckos, Cyrtodactylus kotschyi.
 Israel J. Zool. 27: 53-56.
- Gans, C. & P.F.A. Maderson (1973): Sound producing mechanismus in recent reptiles: review and comment. Amer. Zool. 13: 1195—1203.
- Gruber, U.F. (1971): Geckos, Flossenfüße und Schlangenschleichen. In: Grzimeks Tierleben, München (Kindler) 6: 154—178.
- Haacke, W.D. (1969): The call of the barking geckos (Gekkonidae: Reptilia). Sci. Pap. Namib Desert Res. Station 46: 83-93.
- Hediger, H. (1934): Beitrag zur Herpetologie und Zoogeographie Neu-Britanniens und einiger umliegender Gebiete. Zool. Jb. Syst. 65: 389—582.
- Himstedt, A. (1969): Über die Haltung von Psammodromus algirus. Aquar. Terrar. 16 (5): 173.
- Kattinger, E. (1972): Beiträge zur Reptilienkunde der südwestlichen Balkanhalbinsel.

 Ber. naturf. Ges. Bamberg 47: 41-75.
- Ber. naturi. Ges. Bamberg 47: 41—75. Klingelhöffer, W. (1957): Terrarienkunde. 3. Teil: Echsen. — Stuttgart (Kernen).
- Kral, B. (1966): Anmerkungen zum Vorkommen des Geckos Gymnodactylus kotschyi (Steind., 1870) in Bulgarien und zu seiner Aufzucht in Gefangenschaft. Aquar. Terrar. 13 (10): 336-338.
- Lehrs, P. (1909): Studien über Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung *Lacerta* und ihrer Verwandten. Zool. Jahrb. Syst. 28: 1–38.
- Loveridge, A. (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the south-western highlands of Tanganyika territory. Bull. Mus. comp. Zool. 74: 197—416.
- (1947): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae.
 Bull. Mus. comp.
 Zool. 98 (1): 1-469.
- Marcellini, D.L. (1974): The acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus*. Herpetologica 30: 44-52.
- Mertens, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. Abh. Senck. naturf. Ges. 471: 1–108.
- Milton, T.H. & T.A. Jenssen (1979): Description and significance of vocalizations by *Anolis grahami* (Sauria: Igulanidae). Copeia 1979 (3): 481–489.
- Molina Borja, M. (1981): Etograma del lagarto de Tenerife, Gallotia galloti galloti (Sauria Lacertidae). Doñana, Acta Vert. 8: 43-78.
- Mourgue, M. (1913): Étude sur les *Phyllodactylus* d'Europe, "*Phyllodactylus europaeus*" Gené. Bull. Soc. Linn. Marseille 1: 45-51.
- Myers, C.W. (1971): Central American lizards related to *Anolis pentaprion:* two new species from the Cordillera de Talamanca. Amer. Mus. Novit. 2471: 1—40.

- Obst, F.J. (1981): *Ophisaurus apodus* (Pallas, 1775) Scheltopusik, Panzerschleiche. In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 259—274.
- Paulsen, K. (1967): Das Prinzip der Stimmbildung in der Wirbeltierreihe und beim Menschen. — Frankfurt (Akad. Verl.).
- Ruibal, R. (1964): An annotated checklist and key to the anoline lizards of Cuba. Bull. Mus. comp. Zool. 130: 473—520.
- Salvador, A. (1981): Psammodromus hispanicus Fitzinger, 1826 Iberischer Sandläufer. In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 492-502.
- Ščerbak, N.N. (1981a): Alsophylax pipiens (Pallas, 1814) Kaspischer Geradfingergecko. In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 37—43.
- (1981 b): Cyrtodactylus caspius (Eichwald, 1831) Kaspischer Bogenfingergecko. In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 45-52.
- (1981 c): Cyrtodactylus russowii (Strauch, 1887) Transkaspischer Bogenfingergecko.
 In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 75-83.
- Schaunberg, P. (1968): Sur la présence de *Lepidodactylus lugubris* (Duméril & Bibron, 1836) (Reptilia, Gekkonidae) en Équateur. Rev. Suisse Zool. 75: 415—417.
- Schleich, H.-H. (1984): Die Geckos der Gattung *Tarentola* der Kapverden (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 68: 95—106.
- Seufer, H. (1979): Der Kaspische Geradfinger-Gecko (Alsophylax pipiens Pallas). Herpetofauna 1 (1): 10—15.
- Simms, C. (1970): Lives of British lizards. Norwich (Goose).
- Simons, R. (1877): Tonäußerung des Scheltopusiks (*Pseudopus pallasii*). Zool. Garten 18: 230—233.
- Smith, N.M. (1974): Observation of voice in the western collared lizard, *Crotaphytus collaris bicinctores*. Great Basin Natur. 34: 276.
- Sonneman, N. (1974): Notes on *Delma fraseri* in the northeast of Victoria. Herpetofauna 7: 15.
- Underwood, G. & E.E. Williams (1959): The anoline lizards of Jamaica. Bull. Inst. Jamaica, Sci. ser. 9: 1—48.
- Vogel, P. (1976): Der Stimmapparat der Reptilien, mit besonderer Berücksichtigung von *Lacerta galloti.* Verh. naturf. Ges. Basel 85 (1/2): 135-153.
- Walters, V. (1953): Notes on reptiles and amphibians from El Volcan de Chiriqui, Panamá. Copeia 1953 (2): 125—127.
- Weber, E. & Y.L. Werner (1977): Vocalizations of two snake-lizards (Reptilia: Sauria: Pygopodidae). Herpetologica 33 (3): 353-363.
- Webster, T.P. (1969): Ecological observations on *Anolis occultus* Williams & Rivero (Sauria: Iguanidae). Breviora 312: 1—5.
- Werner, Y.L. (1969): Cyrtodactylus kotschyi orientalis in Israel. Lacerta 24 (12): 94-96.
- (1969): The evolution of vocalization in "higher lower vertebrates": questions raised by recent studies on hearing in lizards. In: Hecht, M.K., Marcus, L.F. & B.M. Hecht (eds.): Vertebrate evolution: mechanism and process. Rep. NATO Adv. Stud. Inst., p. 33.
- —, Frankenberg, E. & O. Adar (1978) Further observations on the distinctive vocal repertoire of *Ptyodactylus hasselquistii* cf. *hasselquistii* (Reptilia: Gekkonidae). Israel J. Zool. 27: 176—188.
- Wever, E.G., Hepp-Reymond, M.C. & J.A. Vernon (1966): Vocalization and hearing in the leopard lizard (*Gambelia w. wislizenii*). Proc. Nat. Acad. Sci. 55: 98—106.

Williams, E.E., Rivero, J.A. & R. Thomas (1965): A new anole from Puerto Rico.

— Breviora 231: 1–18.

Wylie, F.H. (1949): Sounds made by *Gerrhonotus*. — Herpetologica 5: 44. Zang, R. (1903): Die Stimme der deutschen Lacerten. — Zool. Anz. 26: 421—422.

Dr. W. Böhme, Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1; W. Bings, Zur Marterkapelle 81, D-5300 Bonn 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische</u> <u>Beiträge.</u>

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: 36

Autor(en)/Author(s): Böhme Wolfgang, Hutterer Rainer, Bings Werner

Artikel/Article: Die Stimme der Lacertidae, speziell der

Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria) 337-354